Les micro-mammifères (Mammalia, Rodentia, Afrosoricida et Soricomorpha) du massif du Tsaratanana et biogéographie des forêts de montagne de Madagascar

Claudette Patricia MAMINIRINA
Université d'Antananarivo, Département de Biologie animale,
BP 906, Antananarivo (101) (Madagascar)
et Vahatra, BP 3972, Antananarivo (101) (Madagascar)
mcicie04@yahoo.fr

Steven M. GOODMAN
Field Museum of Natural History,
1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605 (USA)
et Vahatra, BP 3972, Antananarivo (101) (Madagascar)
sgoodman@fieldmuseum.org

Christopher J. RAXWORTHY
American Museum of Natural History,
Central Park West at 79th Street, New York, NY 10024-5192 (USA)
rax@amnh.org

Maminirina C. P., Goodman S. M. & Raxworthy C. J. 2008. — Les micro-mammifères (Mammalia, Rodentia, Afrosoricida et Soricomorpha) du massif du Tsaratanana et biogéographie des forêts de montagne de Madagascar. *Zoosystema* 30 (3): 695-721.

RÉSUMÉ

Des efforts intenses ont été déployés au cours des 15 dernières années pour inventorier et documenter les petits mammifères distribués sur les hautes montagnes de Madagascar. Le Tsaratanana, au nord, qui est la plus haute montagne de l'île culminant à 2876 m d'altitude, était l'une des dernières grandes étendues montagneuses à rester en grande partie méconnue quant aux tenrecs et aux rongeurs. Dans cet article nous rapportons les résultats des inventaires qui ont été réalisés sur ces groupes par des chercheurs du Département de Biologie animale de l'Université d'Antananarivo et de l'American Museum of Natural History sur ce massif entre 2001 et 2003 couvrant 11 stations au total. Les données ainsi obtenues sont tout particulièrement pertinentes pour appréhender la biogéographie des petits mammifères à une échelle locale ainsi que sur l'ensemble de la région de forêt humide distribuée sur la partie orientale de l'île.

MOTS CLÉS
Mammalia,
micro-mammifères,
biogéographie,
Tsaratanana,
hautes montagnes,
Madagascar.

ABSTRACT
The small mammals (Mammalia, Rodentia, Afrosoricida and Soricomorpha) from the Tsaratanana Massif and biogeography of the montane forests of Madagascar.
Over the past 15 years, concentrated efforts have been made to inventory and document the small mammals living in the high mountain zones of Madagascar. Tsaratanana in the north, the highest massif on the island and rising to 2876 m, was one of the last extensive mountain zones that remained largely unknown for its small mammal fauna. Herein we report on inventories conducted on these groups of animals by researchers from the University of Antananarivo Department of Animal Biology and the American Museum of Natural History on this massif between 2001 and 2003. In total 11 sites were surveyed. This new information provides important insight into the biogeography of small mammals at a local scale and across the humid forest regions of the island.

KEY WORDS
Mammalia,
small mammals,
biogeography,
Tsaratanana,
high mountains,
Madagascar.

INTRODUCTION

Nos connaissances sur les espèces de Nesomyidae Major, 1897 et Tenrecidae Gray, 1821 à Madagascar ont été sensiblement approfondies grâce aux travaux d'inventaire réalisés sur le terrain depuis les années 1990 en respectant les mêmes protocoles de piégeage (les pièges « Sherman » et « National » et les trous-pièges) et aux études systématiques menées dans les musées sur des spécimens de rongeurs (Rodentia Bowdich, 1821 : famille des Nesomyidae), de tenrecs (Afrosoricida Stanhope, 1998 : famille des Tenrecidae) et de musaraignes (Soricomorpha Gregory, 1910 : famille des Soricidae G. Fischer, 1814). Les deux familles des Nesomyidae et Tenrecidae sont endémiques à Madagascar et nos connaissances sur les espèces de Nesomyidae et Tenrecidae à Madagascar ont été sensiblement approfondies. Actuellement, et suite à la découverte récente de plusieurs espèces de tenrecs appartenant au genre *Microgale* et de rongeurs dans plusieurs genres, 26 espèces de Nesomyidae (Goodman *et al.* 2003, 2005 ; Goodman & Soarimalala 2005 ; Carleton & Goodman 2007) et 29 espèces de Tenrecidae (Goodman *et al.* 2003, 2006 ; Goodman & Soarimalala 2004) sont connues de Madagascar alors que 14 espèces de rongeurs étaient répertoriées par Musser & Carleton (1993) et 20 espèces de tenrecs par Hutterer (1993). À Madagascar les musaraignes sont représentées par deux espèces du genre *Suncus* dont une est allochtone (Goodman *et al.* 2003 ; Hutterer 2005). La majorité des zones forestières de l'île a été plutôt bien échantillonnée pour ces groupes de petits mammifères, à une exception près : la grande forêt des environs du massif de Tsaratanana dans le Nord (Fig. 1) où se trouve le point culminant de Madagascar à 2876 m d'altitude. Des explorations préliminaires avaient déjà été faites (Albignac 1970 ; Carleton & Schmidt 1990) sur la faune micro-mammalienne de ce massif, mais les données obtenues étaient incomplètes. Des études détaillées sur l'écologie et la faune des hautes montagnes de Madagascar ont par contre commencé avec la Recherche coopérative sur Programme (RCP) sous les auspices du Centre national de la Recherche scientifique (France) et sous la direction du Professeur Renaud Paulian (par exemple, Guillaumet *et al.* 1975 ; Paulian *et al.* 1971, 1973). Actuellement grâce aux inventaires zoologiques réalisés entre 2001 et 2003 par les équipes multidisciplinaires de l'American Museum of Natural History de New York (AMNH) et du Département de Biologie animale de l'Université d'Antananarivo (UADBA), la faune micro-mammalienne terrestre de plusieurs zones d'altitude du massif de Tsaratanana et celle des zones aux alentours sont maintenant bien connues. Plusieurs autres forêts humides des hautes montagnes malgaches ont fait l'objet d'inventaires de cette faune, selon un gradient latitudinal important depuis le Marojejy au nord jusqu'à Andohahela au sud (Fig. 1).

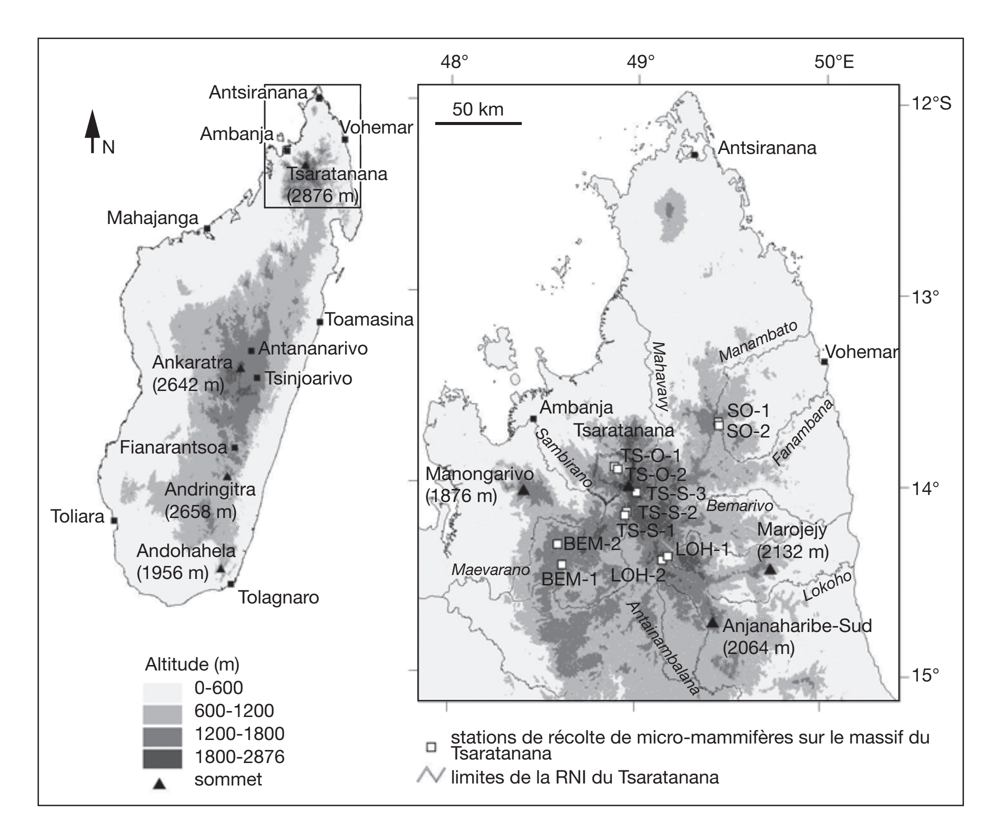


FIG. 1. — Carte de Madagascar représentant quelques traits topographiques des zones de hautes montagnes de l'île et les sommets principaux. Le médaillon montre le massif de Tsaratanana, les systèmes hydrographiques provenant de cette montagne et ses alentours. Les acronymes pour les sites sont expliqués dans le Tableau 1.

Les données présentées dans cet article sur les rongeurs et les tenrecs du Tsaratanana fournissent par conséquent des éléments adéquats pour déterminer leurs distributions géographique et altitudinale ainsi que pour évaluer leur richesse spécifique sur ce massif. En utilisant ces nouvelles données, nous examinons les variations altitudinales des espèces micro-mammaliennes dans les forêts humides des hautes montagnes de l'île et leurs variations clinales sur l'ensemble de ces forêts.

À partir des résultats d'inventaire des petits mammifères du massif d'Anjanaharibe-Sud (Fig. 1), les analyses biogéographiques portant sur la distribution des espèces par rapport à celles des autres zones en altitude plus au sud de l'île (Carleton & Goodman 1998), ont montré que la faune des montagnes du Nord était nettement distincte de celle de la région plus méridionale. Le terme « hautes montagnes du Nord » a ainsi été proposé pour appréhender cette faune par rapport à celle des hautes terres de la région centrale. Il avait été proposé des affinités fauniques entre les massifs du Tsaratanana, du Manongarivo et du Marojejy et celles d'Anjanaharibe-Sud, mais les données étaient alors trop incomplètes pour statuer sur ces affinités. Depuis les premières analyses, ces montagnes septentrionales ont fait l'objet de nombreux inventaires complémentaires, de sorte que nous reprenons et testons cette hypothèse ici.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les deux techniques de piégeage, trous-pièges et pièges « Sherman » et « National », ont été régulièrement utilisées durant les inventaires de chaque site recensé. Dans chaque site d'étude, une ligne de

100 pièges standard dont 80 « Sherman » (22,5 × 8,6 × 7,4 cm) et 20 « National » (39,2 × 12,3 × 12,3 cm) a été mise en place (sur la litière ou autre substrat au-dessus du niveau du sol) pour capturer des animaux vivants. Trois lignes de trous-pièges ont été installées dans différents micro-habitats (vallée, versant, crête). Une ligne de trous-pièges est constituée de 11 seaux dont chacun a une capacité de 12 l, une profondeur de 275 mm et un diamètre inférieur interne de 220 mm. Tous les seaux ont été enterrés dans le sol à une distance de 10 m l'un de l'autre sur une ligne de transect de 100 m de long constitué d'une barrière en plastique qui traversait le diamètre de chaque seau (pour de plus amples détails voir Raxworthy & Nussbaum 1994). Les mêmes techniques ont été rigoureusement utilisées dans tous les sites inventoriés pour les petits mammifères de Madagascar depuis de nombreuses années. Elles sont détaillées et explicitées dans les références portant sur les petits mammifères citées ci-dessous.

Toutes les données sur la composition de la communauté des rongeurs et des tenrecs considérées dans ce travail proviennent de sources différentes (du nord au sud) : forêts du massif du Tsaratanana et ses environs (équipes de l'AMNH et de l'UADBA entre 2001 et 2003 ; Maminirina 2004) ; de Manongarivo (Goodman & Soarimalala 2002) ; de Marojejy (Carleton & Goodman 2000 ; Goodman & Jenkins 2000 ; Soarimalala & Goodman 2003 ; Maminirina 2004) ; d'Anjanaharibe-Sud (Goodman & Carleton 1998 ; Goodman & Jenkins 1998 ; Soarimalala & Goodman 2003) ; forêt de Tsinjoarivo, Ambatolampy (Goodman *et al.* 2000a) ; forêts du massif d'Andringitra (Goodman & Rasolonandrasana 2001) et d'Andohahela (Goodman *et al.* 1999a, b).

La taxonomie des petits mammifères de Madagascar a été révisée récemment, de sorte que les tenrecs malgaches sont actuellement considérés comme appartenant à l'ordre des Afrosoricida, sous-ordre des Tenrecomorpha Butler, 1972, famille des Tenrecidae, et se répartissent dans trois sous-familles endémiques (Geogalinae Trouessart, 1881, Oryzorictinae Dobson, 1882 et Tenrecinae Gray, 1821) (Bronner & Jenkins 2005). Les musaraignes appartiennent à l'ordre des Soricomorpha, famille des Soricidae et sous-famille des Soricinae G. Fischer, 1814 (Hutterer 2005). Les rongeurs malgaches sont désormais inclus dans la superfamille des Muroidea Illiger, 1811. Les espèces autochtones de Madagascar appartiennent à la famille des Nesomyidae et à la sous-famille endémique des Nesomyinae Major, 1897 (Musser & Carleton 2005).

Toutes les montagnes considérées dans la présente étude appartiennent à la région centrale (Gautier & Goodman 2003), c'est-à-dire à l'ensemble du domaine du Centre et des Hautes Montagnes (*sensu* Humbert 1965). La forêt de Tsinjoarivo se trouve vers la limite orientale de la région centrale. Pour définir les types de végétation en fonction de l'altitude (Fig. 2), nous avons suivi la classification de Koechlin *et al.* (1974), ultérieurement révisée par Messmer *et al.* (2000) : 0-800 m, forêt dense humide sempervirente de basse altitude ; 800-1800 m, forêt dense humide de montagne ; 1800-2000 m, forêt dense sclérophylle de montagne ; au-dessus de 2000 m, fourrés de montagnes. Les limites entre ces différents types de végétation sont floues et les gammes d'altitude retenues dans cette classification sont quasi artificielles. La transition entre la forêt dense sclérophylle de montagne et les broussailles éricoïdes peut par exemple se présenter à des altitudes différentes en fonction de plusieurs facteurs dont l'orographie. Pourtant cette classification fournit une base permettant de procéder à des comparaisons. Tous les sites examinés dans ce travail sont situés dans un milieu forestier naturel à l'exception des stations à 2050 et 2450 m d'altitude de l'Andringitra qui sont situées au-dessus de la limite supérieure de la forêt dans une formation de broussailles éricoïdes (Goodman *et al.* 2000b ; Goodman & Rasolonandrasana 2001). Sur le Tsaratanana, la forêt sclérophylle de montagne s'étend jusqu'à 2600 m d'altitude (Raxworthy & Nussbaum 1996). En général, les affinités biogéographiques des espèces micro-mammaliennes dans le complexe des hautes montagnes montrent une variation altitudinale avec les formations végétales (Goodman *et al.* 2000b).

La méthode des indices de similarité (indice de Jaccard) a été choisie pour procéder à une comparaison de la composition des communautés de micro-mammifères des différents sites du complexe hautes montagnes malgaches et définir ensuite leurs affinités biogéographiques basées sur les niveaux d'altitudes (Magurran 1988). Les données sur la



FIG. 2. — Les différents types de végétation sur le massif de Tsaratanana en fonction de l'altitude : **A**, forêt de basse altitude à 730 m d'altitude à proximité de la rivière Ramena ; **B**, forêt de moyenne altitude à 1600 m d'altitude le long de la rivière Befosa ; **C**, forêt de montagne à 2050 m d'altitude bordant le lac temporaire Matsabory Maiky ; **D**, forêt de montagne à lichens à 2100 m d'altitude, Matsabory Maiky ; **E**, fourré et forêt de haute montagne à 2500 m d'altitude à Ambodinitsaratanana. Photos : C. J. Raxworthy.

Tableau 1. — Sites d'étude pour les micro-mammifères dans les forêts du complexe Tsaratanana. Abréviations : **BEM**, lac Bemanevika ; **LOH**, Lohanandroranga ; **O**, versant ouest ; **S**, versant sud ; **SO**, Sorata ; **TS**, Tsaratanana. Pour une localisation exacte de ces sites, voir la Figure 1.

Sites	Coordonnées	Altitudes	Dates	Cumul des pluies
TS-O-1	13°55,071'S, 48°53,179'E	730 m	9-15.IV.2001	4,4 mm
SO-1	13°41,986'S, 49°26,687'E	970 m	19-23.IV.2002	3,6 mm
TS-O-2	13°55,560'S, 48°54,353'E	1150 m	16-23.IV.2001	20,4 mm
SO-2	13°41,141'S, 49°26,511'E	1300 m	12-19.IV.2002	8,7 mm
BEM-1	14°26,233'S, 48°36,696'E	1420 m	16-23.III.2003	42,2 mm
LOH-1	14°24,076'S, 49°10,253'E	1430 m	13-19.IV.2003	2,2 mm
TS-S-1	14°10,455'S, 48°56,708'E	1590 m	23.II-2.III.2003	69,0 mm
BEM-2	14°19,859'S, 48°35,240'E	1600 m	9-16.III.2003	33,8 mm
LOH-2	14°24,990'S, 49°08,885'E	1740 m	7-09.IV.2003	34,9 mm
TS-S-2	14°09,175'S, 48°57,431'E	2050 m	5-12.II.2003	72,0 mm
TS-S-3	14°04,080'S, 48°59,0.12'E	2500 m	16-22.II.2003	210,9 mm

présence et l'absence des espèces de chaque site inventorié ont été utilisées pour calculer l'indice de similarité entre chaque paire de sites. Les indices de similarité ont été calculés avec le logiciel SYSTAT version 6.0.1 sous Windows et permettent de produire des dendrogrammes basés sur les distances.

Indice de similarité = $C/(N_1 + N_2 - C)$.

Dans cette formule, N_1, nombre total d'espèces présentes dans le site 1 ; N_2, nombre total d'espèces présentes dans le site 2 ; et C, nombre d'espèces communes aux deux sites.

RÉSULTATS

Abondance des micro-mammifères du massif du Tsaratanana

Un total de 11 sites a été inventorié pour les petits mammifères sur le massif du Tsaratanana (Tableau 1). Un de ces sites est inclus dans une forêt dense humide de basse altitude, huit dans la forêt dense humide de montagne et deux dans la forêt dense sclérophylle de montagne. La pluviométrie enregistrée au cours des recensements dans chaque site a été assez variable et pouvait par conséquent influencer les résultats de piégeage (Stephenson 1994).

Le nombre total de nuits-pièges était variable d'un site à l'autre et, pour ne pas biaiser les analyses sur l'efficacité de piégeage, nous n'avons considéré que les résultats de capture obtenus durant les 165 premières nuits de trous-pièges (Tableau 2) et les 500 premières nuits de pièges « Sherman » et « National » (Tableau 3). Le site Sorata à 970 m d'altitude n'a pas donné lieu au calcul du taux de capture « standard » dans la mesure où dans ce site les pièges n'avaient été laissés dans la forêt que durant quatre nuits. Le rendement de piégeage au niveau de chaque site est obtenu en rapportant le nombre total d'animaux capturés au nombre total de nuits-pièges. Pour les deux types de pièges utilisés, les taux de capture étaient extrêmement variables entre les différentes zones d'altitude du massif du Tsaratanana.

Les résultats montrent que sur une même bande d'altitude, les taux de capture pour les trous-pièges étaient relativement cohérents avec les taux les plus faibles dans les zones de basse altitude et celles de basse montagne, soit entre 730 et 1150 m d'altitude (1,2 à 1,8 %) et les taux très élevés dans les forêts de montagne entre 1300 et 1740 m d'altitude (22,4 à 37,0 %) culminant dans la zone de forêt sclérophylle de montagne à 2050 m d'altitude (55,8 %). Pour les pièges « Sherman » et « National », les taux de capture les plus élevés (10,6 à 18,6 %) ont également été enregistrés dans les zones de moyenne altitude (1430-1740 m).

Les deux sites du versant ouest du Tsaratanana à 730 et 1150 m d'altitude, qui montrent les taux de capture les plus faibles, ont été recensés au début de la saison sèche (mois d'avril, Tableau 1), durant laquelle la quantité de pluie diminue en même temps que l'activité des micro-mammifères (Stephenson 1994). De plus certaines espèces de tenrecs entrent

Tableau 2. — Taux de capture des micro-mammifères par les trous-pièges utilisés dans les sites du complexe Tsaratanana. Les nombres qui ne sont pas mis entre parenthèses correspondent aux nombres d'individus capturés durant les 165 premières nuits-pièges, ceux entre parenthèses aux nombres pour la totalité des nuits-pièges. Les acronymes pour les sites sont expliqués dans le Tableau 1 et illustrés sur la Figure 1.

Sites	TS-0-1	TS-O-2	TS-S-1	TS-S-2	TS-S-3	SO-1	SO-2	BEM-1	BEM-2	LOH-1	LOH-2
Altitudes (m)	730	1150	1590	2050	2500	970	1300	1420	1600	1430	1740
Nombre de nuits-pièges	198	231	198	198	165	132	231	198	198	165	165
Espèces											
Afrosoricida											
Microgale jobihely								7 (10)	1		
M. brevicaudata	3 (5)	2									
M. cowani			7	1	7		15 (16)			15	13
M. dobsoni			8 (9)	45	1					2	3
M. drouhardi			13	4 (5)	9	5	1		14	7	8
M. fotsifotsy			6	1	1			17	22 (24)		
M. gymnorhyncha			3 (4)	2 (3)	0 (1)		1			1	
M. longicaudata				1	3				1		2
M. majori			1	6	2					1	2
M. parvula				2			12 (13)			2	2
M. soricoides			11	9	3	1	4		0 (1)	3	3
M. taiva			5		1		2 (4)		3	7	6
M. talazaci		0 (1)				3	2				
M. thomasi				4							
Oryzorictes hova			1	1			1				
Hemicentetes semispinosus			1	14							2
Setifer setosus			1					12	4 (5)	4	
Tenrec ecaudatus							1	2			
Soricomorpha											
Suncus murinus								1			
Rodentia											
Eliurus minor			2	4							
E. tanala			1								
Monticolomys koopmani			1	1							
Total d'individus/ total de nuits-pièges (%)	5 (2,5 %)	3 (1,3 %)	63 (31,8 %)	94 (47,5 %)	28 (17,0 %)	8 (6,1 %)	43 (18,6 %)	42 (21,2 %)	49 (24,7 %)	42 (25,5 %)	41 (22,4 %)
Total d'individus pour 165 nuits-pièges (%)	**3 (1,8 %)**	**2 (1,2 %)**	**61 (37,0 %)**	**92 (55,8 %)**	**27 (16,4 %)**	**–**	**39 (23,6 %)**	**39 (23,6 %)**	**45 (27,2 %)**	**42 (25,5 %)**	**41 (22,4 %)**

à ce moment en période d'hibernation, comme *Tenrec ecaudatus* Lacépède, 1799, de sorte que ces conditions climatiques auraient pu influencer l'effort de piégeage dans ces sites.

Richesse spécifique

Les informations sur la distribution à partir de la présence des espèces sur chacune des montagnes considérées dans la région septentrionale (au total 41 sites à différentes altitudes) sont présentées dans les Tableaux 4 (tenrecs) et 5 (rongeurs). En respectant le même protocole de piégeage utilisant les trous-pièges et pièges « Sherman » et « National », le nombre d'espèces recensées apparaît variable en fonction de l'altitude dans chacune des forêts et parfois pour une même zone d'altitude d'une montagne à l'autre.

Tableau 3. — Taux de capture des micro-mammifères par les pièges « Sherman » et « National » utilisés dans les sites du complexe Tsaratanana. Les nombres qui ne sont pas mis entre parenthèses correspondent aux nombres d'individus capturés durant les 500 premières nuits-pièges, ceux entre parenthèses aux nombres pour la totalité des nuits-pièges. Les acronymes pour les sites sont expliqués dans le Tableau 1 et illustrés sur la Figure 1.

Sites	TS-0-1	TS-O-2	TS-S-1	TS-S-2	TS-S-3	SO-1	SO-2	BEM-1	BEM-2	LOH-1	LOH-2
Altitudes (m)	730	1150	1590	2050	2500	970	1300	1420	1600	1430	1740
Nombre de nuits-pièges	600	700	600	600	500	400	700	600	600	500	500
Espèces											
Afrosoricida											
Microgale jobihely								2			
M. brevicaudata											
M. cowani			1	1	2		0 (1)				1
M. dobsoni			11 (14)	9					16 (17)	1	2
M. drouhardi									1		
M. soricoides			3	1				1 (2)			
M. taiva										1	
M. talazaci						3	4				
Oryzorictes hova			1								
Hemicentetes semispinosus								1 (2)			
Setifer setosus								4			
Tenrec ecaudatus						1		1 (2)		2	
Rodentia											
Brachytarsomys villosa			2 (3)	1							
Eliurus grandidieri			2 (3)	3							
E. majori			2 (3)	2			0 (3)		1	1	2
E. minor				1		3	2				
E. myoxinus	1		2								
E. tanala	1	1							2	1	
E. webbi						1	1 (2)				
Nesomys rufus			18 (19)				2 (3)				
Rattus rattus		2		14	35	12	31 (34)	16 (22)	33 (40)	80	88
Mus musculus					2						
Total d'individus/ total de nuits-pièges (%)	2 (0,3 %)	3 (0,4 %)	49 (8,2 %)	32 (5,3 %)	39 (7,8 %)	21 (5,3 %)	49 (7, 0 %)	34 (5,7 %)	61 (10,2 %)	86 (17,2 %)	93 (18,6 %)
Total d'individus pour 500 nuits-pièges (%)	**2 (0,4 %)**	**3 (0,6 %)**	**42 (8,4 %)**	**32 (6,4 %)**	**39 (7,8 %)**	**–**	**40 (8,0 %)**	**25 (5,0 %)**	**53 (10,6 %)**	**86 (17,2 %)**	**93 (18,6 %)**

Massif du Tsaratanana

L'ensemble des sites du massif du Tsaratanana abrite un total de 28 espèces de micro-mammifères dont 19 tenrecs (18 endémiques et un allochtone) et 12 rongeurs (10 endémiques et deux allochtones). Pour ces deux groupes, les sites les plus riches en espèces sont rencontrés dans les forêts humides de montagne à l'exception d'un site de forêt dense sclérophylle de montagne à 2050 m d'altitude (voir ci-dessus).

Pour les tenrecs, les sites les plus riches abritent un total de 10 à 12 espèces endémiques (à 1300, 1430, 1590, 1740 et 2050 m d'altitude). Le plus grand nombre d'espèces recensées est rencontré dans le site à 2050 m d'altitude. Le même cas se présente chez les rongeurs où les trois sites les plus riches (à

1300, 1950 et 2050 m d'altitude) abritent un total de quatre ou cinq espèces endémiques.

Comparaison de la richesse spécifique des hautes montagnes

Signalons que Tsinjoarivo est une forêt relique des hautes terres du Centre et que toutes les données sur les micro-mammifères de cette localité ont été obtenues dans les zones comprises entre 1400 et 1550 m d'altitude.

Tenrecs et musaraignes. Parmi les hautes montagnes recensées, le Tsaratanana montre la plus grande richesse spécifique avec un total de 19 espèces dont 18 tenrecs et une musaraigne allochtone (Tableau 4), le Marojejy étant presque aussi riche avec 17 espèces endémiques. La plus faible richesse spécifique est rencontrée sur le Manongarivo avec un nombre total de 11 espèces dont 10 tenrecs et une musaraigne allochtone.

En général dans tous les sites recensés, la plus grande richesse spécifique est rencontrée dans les forêts denses humides de montagne, c'est-à-dire aux altitudes comprises entre 800 et 1800 m. Les exceptions concernent des sites de forêts sclérophylles de montagne du Tsaratanana à 2050 m et d'Andringitra à 1975 m qui abritent chacun 12 espèces endémiques. Parmi les sites de moyenne altitude recensés, celui de Tsinjoarivo à 1400 m montre la plus grande richesse spécifique avec 12 espèces endémiques tandis que pour les autres montagnes (Manongarivo, Marojejy, Anjanaharibe-Sud et Andohahela) le nombre maximum d'espèces varie entre 6 et 10. Au niveau des sites de basse altitude et ceux de montagne à niveau inférieur (440-875 m), la richesse spécifique est faible avec un total de deux à neuf espèces autochtones.

Rongeurs. Sur les hautes montagnes, les richesses spécifiques pour ce groupe sont différentes de celles trouvées pour les tenrecs. En effet, c'est la montagne d'Anjanaharibe-Sud qui montre la plus grande richesse spécifique avec 12 espèces dont 11 endémiques et une allochtone (Tableau 5). Les massifs du Tsaratanana et de l'Andringitra abritent également une grande richesse avec 12 espèces de rongeurs dont deux allochtones. Les montagnes

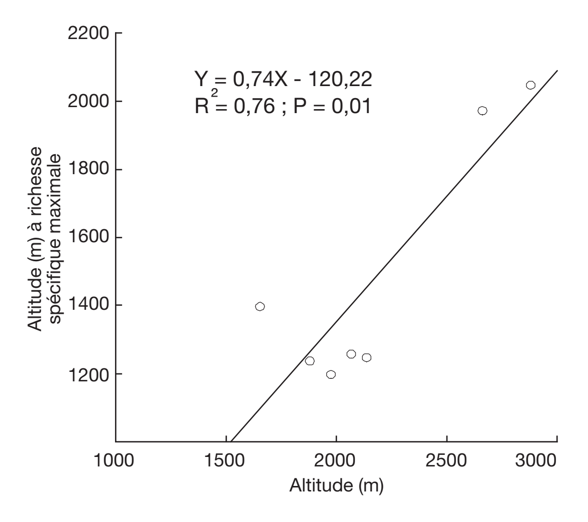


Fig. 3. — Analyse de régression comparant l'altitude ayant la plus grande richesse spécifique de micro-mammifères (tenrecs et rongeurs regroupés) et la hauteur du sommet pour sept hautes montagnes à Madagascar.

du Manongarivo et de Tsinjoarivo montrent les richesses les plus faibles avec un total de six et cinq espèces endémiques, respectivement.

Comme chez les tenrecs, les sites les plus riches des différentes montagnes recensées sont généralement ceux des forêts de montagne (ou de moyenne altitude) avec un total de quatre à sept espèces endémiques (Tableau 5). Les sites de forêts sclérophylles de montagne du Tsaratanana à 2050 m et de l'Andringitra à 1975 m d'altitude constituent des exceptions avec respectivement cinq et sept espèces endémiques. Il en est de même pour le site de moyenne altitude de Tsinjoarivo à 1550 m qui fait partie des sites à faible richesse spécifique (deux espèces dont une allochtone).

Variation altitudinale de la richesse spécifique

Pour l'analyse de régression linéaire sur la variation altitudinale des espèces de chaque montagne, nous avons considéré l'altitude sur laquelle la richesse spécifique était maximale sur chaque massif et l'avons comparé à l'altitude maximale de chacun des massifs correspondants. Pour l'ensemble des espèces de tenrecs et de rongeurs (Fig. 3), nous avons trouvé une forte corrélation entre

Tableau 4. — Distribution des espèces d'Afrosoricida dans différentes zones d'altitude sur sept hautes montagnes de Madagascar. Abréviations : **A**, Anjanaharibe-Sud ; **ADH**, Andohahela ; **AND**, Andringitra ; **BEM**, lac Bemanevika ; **LOH**, Lohanandroranga ; **M**, Marojejy ; **MAN**, Manongarivo ; **SO**, Sorata ; **TJ**, Tsinjoarivo-Ambatolampy ; **TS**, Tsaratanana ; **E**, versant est ; **O**, versant ouest ; **S**, versant sud ; **+**, présence ; **-**, absence ; *****, espèce allochtone. Sources : Tsaratanana (équipes de l'AMNH et de l'UADBA entre 2001 et 2003 ; Maminirina 2004), Manongarivo (Goodman & Soarimalala 2002 ; Olson *et al.* 2004), Marojejy (Carleton & Goodman 2000 ; Goodman & Jenkins 2000 ; Soarimalala & Goodman 2003), Anjanaharibe-Sud (Goodman & Carleton 1998 ; Goodman & Jenkins 1998 ; Soarimalala & Goodman 2003), Tsinjoarivo (Goodman *et al.* 2000a), Andringitra (Goodman & Rasolonandrasana 2001 ; Olson *et al.* 2004), Andohahela (Goodman *et al.* 1999a, b ; Olson *et al.* 2004).

	Complexe Tsaratanana										
Sites	TS-O-1	TS-O-2	BEM-1	LOH-1	TS-S-1	BEM-2	LOH-2	TS-S-2	TS-S-3	SO-1	SO-2
Altitudes (m)	730	1150	1420	1430	1590	1600	1740	2050	2500	970	1300
Afrosoricida											
Microgale jobihely	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
M. brevicaudata	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. cowani	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+
M. dobsoni	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-
M. drouhardi	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M. fotsifotsy	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+
M. gracilis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. gymnorhyncha	-	-	-	+	+	+	-	+	+	-	+
M. longicaudata	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-
M. majori	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-
M. monticola	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. parvula	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-	+
M. principula	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. pusilla	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. soricoides	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
M. taiva	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-	+
M. talazaci	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+
M. thomasi	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Oryzorictes hova	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	+
O. tetradactylus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hemicentetes nigriceps	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
H. semispinosus	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-
Setifer setosus	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
Tenrec ecaudatus	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+
Soricomorpha											
*Suncus murinus**	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Nombre total d'espèces/site	**2**	**2**	**6**	**11**	**11**	**7**	**10**	**12**	**9**	**4**	**10**
Nombre d'espèces autochtones/site	**2**	**2**	**5**	**11**	**11**	**7**	**10**	**12**	**9**	**4**	**10**
Nombre total d'espèces/montagne	**19**										
Nombre total d'espèces autochtones/montagne	**18**										

ces deux variables (R^2 = 0,76 ; P = 0,01 ; Y = 0,74X - 120,22). En séparant les deux groupes, la corrélation entre l'altitude présentant la plus grande richesse spécifique et la hauteur de chaque sommet est positivement significative chez les tenrecs (R^2 = 0,76 ; P = 0,01 ; Y = 0,71X - 17,31), mais pas chez les rongeurs (R^2 = 0,33 ; P = 0,13 ; Y = 0,36X + 628,60).

Pour les montagnes du Tsaratanana et de l'Andringitra les sites montrant la plus grande richesse spécifique de micro-mammifères présentent une forêt sclérophylle de montagne à 1975 m (Andringitra) et

Tableau 4 (suite).

	Manongarivo			Marojejy						
Sites	MAN	MAN	MAN	M-E	M-E	M-O	M-O	M-E	M-E	M-E
Altitudes (m)	785	1240	1600	450	775	810	1175	1250	1625	1875
Afrosoricida										
Microgale jobihely	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. brevicaudata	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
M. cowani	-	-	+	-	-	-	+	+	+	+
M. dobsoni	-	-	+	-	-	+	-	+	+	-
M. drouhardi	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
M. fotsifotsy	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-
M. gracilis	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
M. gymnorhyncha	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
M. longicaudata	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-
M. majori	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
M. monticola	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
M. parvula	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-
M. principula	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
M. pusilla	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. soricoides	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-
M. taiva	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
M. talazaci	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-
M. thomasi	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Oryzorictes hova	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-
O. tetradactylus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hemicentetes nigriceps	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
H. semispinosus	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Setifer setosus	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-
Tenrec ecaudatus	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Soricomorpha										
*Suncus murinus**	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Nombre total d'espèces/site	**5**	**8**	**6**	**6**	**4**	**6**	**9**	**10**	**10**	**4**
Nombre d'espèces autochtones/site	**5**	**7**	**6**	**6**	**4**	**6**	**9**	**10**	**10**	**4**
Nombre total d'espèces/montagne		**12**					**17**			
Nombre total d'espèces autochtones/montagne		**11**					**17**			

à 2050 m d'altitude (Tsaratanana) tandis que pour les cinq autres montagnes (Manongarivo, Marojejy, Anjanaharibe-Sud, Andohahela et Tsinjoarivo), les sites les plus riches en espèces sont inclus dans les forêts humides de montagne d'altitude comprise entre 1200 et 1400 m d'altitude. Ces deux parties de la montagne, la forêt humide de montagne et la forêt sclérophylle de montagne, sont fréquemment couvertes de nuages. Dans un contexte orographique, les nuages s'accrochent davantage sur les hautes montagnes qui reçoivent des précipitations plus importantes que les zones situées plus bas en altitude. Divers paramètres abiotiques et biotiques associés à une productivité écologique (voir par exemple Rosenzweig & Abramsky 1993), tels le transfert de l'eau, la durée de la saison sèche, la pénétration de la radiation solaire, la richesse en faune du sol ainsi que le cycle de nourriture dans la forêt, sont vraisemblablement responsables de cette corrélation entre la richesse spécifique de la faune micro-mammalienne et la hauteur du point culminant d'une montagne donnée.

Tableau 4 (suite).

	Anjanaharibe-Sud						Tsinjoarivo	
Sites	A-E	A-O	A-E	A-O	A-E	A-E	TJ	TJ
Altitudes (m)	875	1200	1260	1600	1550	1950	1400	1550
Afrosoricida								
Microgale jobihely	-	-	-	-	-	-	-	-
M. brevicaudata	-	-	-	-	-	-	-	-
M. cowani	-	+	+	+	+	+	+	+
M. dobsoni	-	+	+	+	-	-	+	+
M. drouhardi	-	-	-	-	-	-	-	-
M. fotsifotsy	-	+	-	-	-	-	+	+
M. gracilis	-	+	-	-	+	-	+	+
M. gymnorhyncha	-	-	+	+	+	-	+	+
M. longicaudata	-	-	+	+	+	+	+	+
M. majori	-	-	-	-	-	-	-	-
M. monticola	-	-	-	+	+	+	-	-
M. parvula	-	+	+	-	+	+	+	-
M. principula	+	-	-	-	+	-	-	-
M. pusilla	-	-	-	-	-	-	-	+
M. soricoides	-	+	+	+	+	-	+	+
M. taiva	-	-	-	-	-	-	+	-
M. talazaci	-	-	+	+	+	-	-	-
M. thomasi	-	-	-	-	-	-	+	+
Oryzorictes hova	-	-	-	-	-	-	+	-
O. tetradactylus	-	-	-	-	-	-	-	-
Hemicentetes nigriceps	-	-	-	-	-	-	-	+
H. semispinosus	-	-	-	-	-	-	+	-
Setifer setosus	+	+	-	+	-	-	-	-
Tenrec ecaudatus	+	-	+	-	-	-	-	-
Soricomorpha								
*Suncus murinus**	-	-	-	-	-	-	-	-
Nombre total d'espèces/site	**3**	**7**	**8**	**8**	**9**	**4**	**12**	**10**
Nombre d'espèces autochtones/site	**3**	**7**	**8**	**8**	**9**	**4**	**12**	**10**
Nombre total d'espèces/montagne	**13**						**14**	
Nombre total d'espèces autochtones/montagne	**13**						**14**	

Variation latitudinale

Le Tableau 6 montre la richesse spécifique des micro-mammifères selon la latitude pour chaque montagne recensée. Les analyses de régression indiquent qu'il n'y a pas de relation évidente entre la latitude (X) des hautes montagnes et la richesse spécifique (Y) de la faune micro-mammalienne (R^2 = 0,005 ; Y = -0,07X + 24,55 ; P = 0,88). En séparant les espèces de ces deux groupes, on retrouve l'absence de relation entre latitude et richesse spécifique aussi bien chez les tenrecs (R^2 = 0,011 ; Y = 0,06X + 13,87 ; P = 0,82) que chez les rongeurs (R^2 = 0,07 ; Y = -0,14X + 10,67 ; P = 0,57).

Affinités biogéographiques

Les indices de similarité qui mesurent les affinités entre la faune micro-mammalienne des différents sites de récolte ont été calculés à partir des données présentées dans les Tableaux 4 (tenrecs) et 5 (rongeurs), soit en considérant la présence et l'absence des espèces forestières dans les différentes zones altitudinales entre 440 et 2500 m des hautes montagnes malgaches.

Tableau 4 (suite).

	Andringitra							Andohahela				
Sites	AND	AND	AND	AND	AND	AND	AND	ADH	ADH	ADH	ADH	ADH
Altitudes (m)	720	810	1210	1625	1975	2050	2450	440	810	1200	1500	1875
Afrosoricida												
Microgale jobihely	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. brevicaudata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. cowani	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+
M. dobsoni	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
M. drouhardi	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. fotsifotsy	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	+	-
M. gracilis	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	+
M. gymnorhyncha	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+
M. longicaudata	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+
M. majori	+	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-
M. monticola	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. parvula	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+
M. principula	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
M. pusilla	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M. soricoides	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+
M. taiva	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
M. talazaci	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
M. thomasi	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-
Oryzorictes hova	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
O. tetradactylus	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Hemicentetes nigriceps	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
H. semispinosus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Setifer setosus	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Tenrec ecaudatus	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
Soricomorpha												
*Suncus murinus**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nombre total d'espèces/site	**6**	**6**	**8**	**8**	**13**	**4**	**2**	**8**	**9**	**9**	**8**	**8**
Nombre d'espèces autochtones/site	**6**	**6**	**8**	**8**	**13**	**4**	**2**	**8**	**9**	**9**	**8**	**8**
Nombre total d'espèces/montagne	**18**							**14**				
Nombre total d'espèces autochtones/montagne	**18**							**14**				

Tenrecs. Le dendrogramme établi à partir des indices de Jaccard calculés pour les tenrecs (Fig. 4A) montre bien que les groupements des sites se font à la fois suivant le nombre d'espèces recensées et les types de végétation. En effet le dendrogramme présente deux groupes de sites (voir Fig. 4A) dont chacun englobe les sites de toutes les gammes d'altitude de 450 à 2450 m. Le premier groupement (sous-groupes 1 et 2) est caractérisé par la dominance des sites de basse et moyenne altitudes ayant une faible richesse spécifique avec un total de deux à sept espèces endémiques tandis que le deuxième (sous-groupes 3, 4 et 5) englobe la majorité des sites d'altitude au-dessus de 1200 m montrant une richesse spécifique élevée avec un total de six à 12 espèces endémiques.

Le sous-groupe 1 est représenté par les sites ayant le plus faible nombre d'espèces (de deux à six espèces endémiques) avec les sites de basse altitude du Tsaratanana (730 m), du Manongarivo (785 m) et de l'Andringitra (720 m), ceux de moyenne altitude du Tsaratanana (1420 m) et de l'Andringitra (810 m),

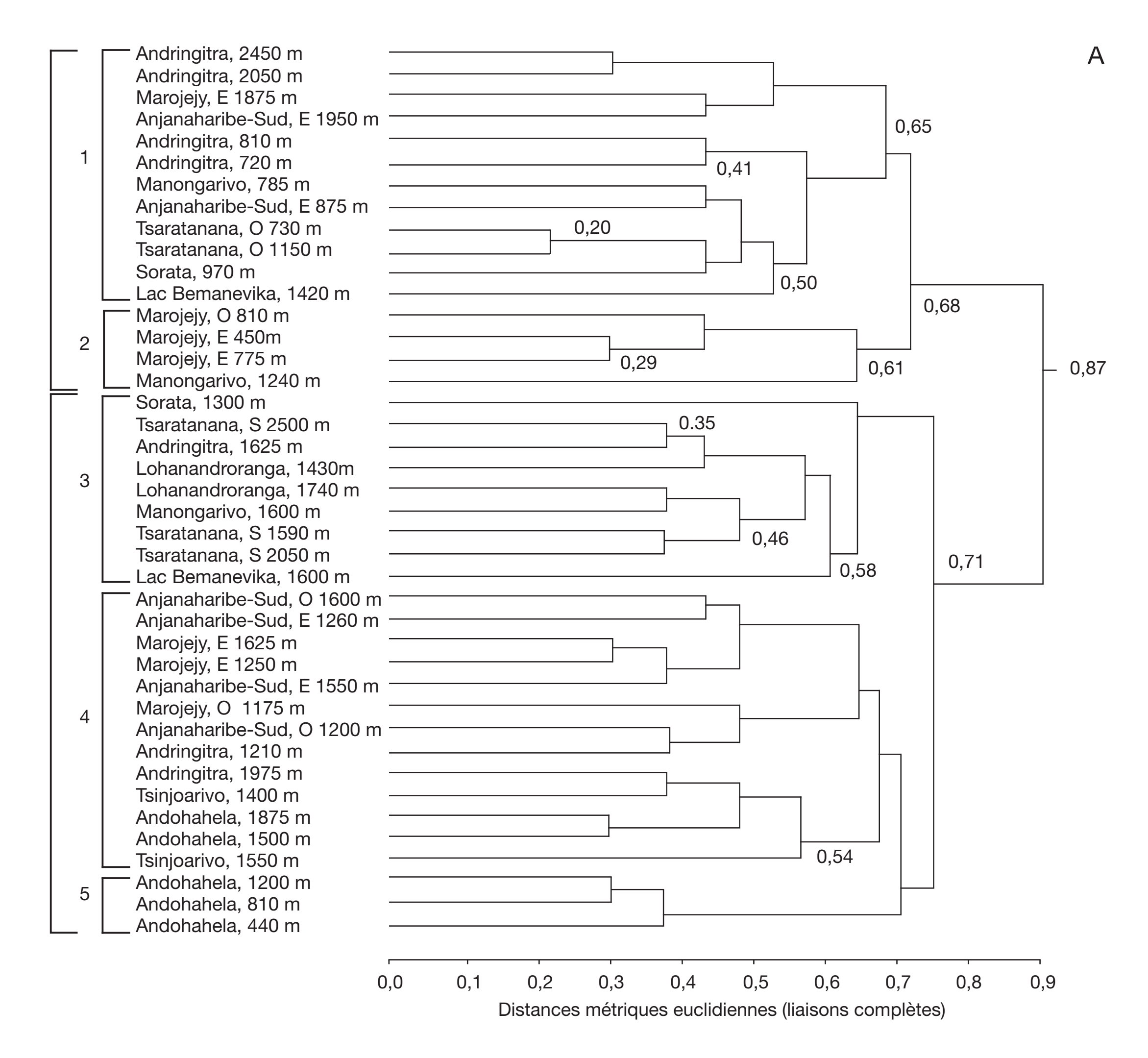


FIG. 4. — Dendrogramme de similarité pour les Tenrecidae (**A**) et les rongeurs Nesomyidae (**B**) entre 41 sites de 440 à 2500 m d'altitude de huit massifs de haute montagne de Madagascar.

des forêts sclérophylles de montagne d'Anjanaharibe-Sud (1950 m) et du Marojejy (1875 m) et enfin les sites des fourrés de montagne de l'Andringitra (2050 et 2450 m). Le site du Tsaratanana (lac Bemanevika) à 1420 m d'altitude forme une autre branche du dendrogramme et ceci pourrait s'expliquer par la présence de la nouvelle espèce de *Microgale*: *M. jobihely* Goodman, Raxworthy, Maminirina & Olson, 2006.

Le sous-groupe 2 est formé par les sites de basse et moyenne altitudes du Marojejy (450, 775 et 810 m) et le site de moyenne altitude du Manongarivo (1240 m). Dans ce groupement le nombre d'espèces variait de 4 à 7. Le site du Manongarivo était isolé des autres sites et cela peut être en relation avec la présence de *Microgale longicaudata* Thomas, 1882 et de *M. majori* Thomas, 1918 dans ce site.

Le sous-groupe 3 concerne les sites de moyenne altitude du Tsaratanana (à 1590 m, Sorata à 1300 m, lac Bemanevika à 1600 m et Lohanandroranga à 1430 et 1740 m) et du Manongarivo à 1600 m et

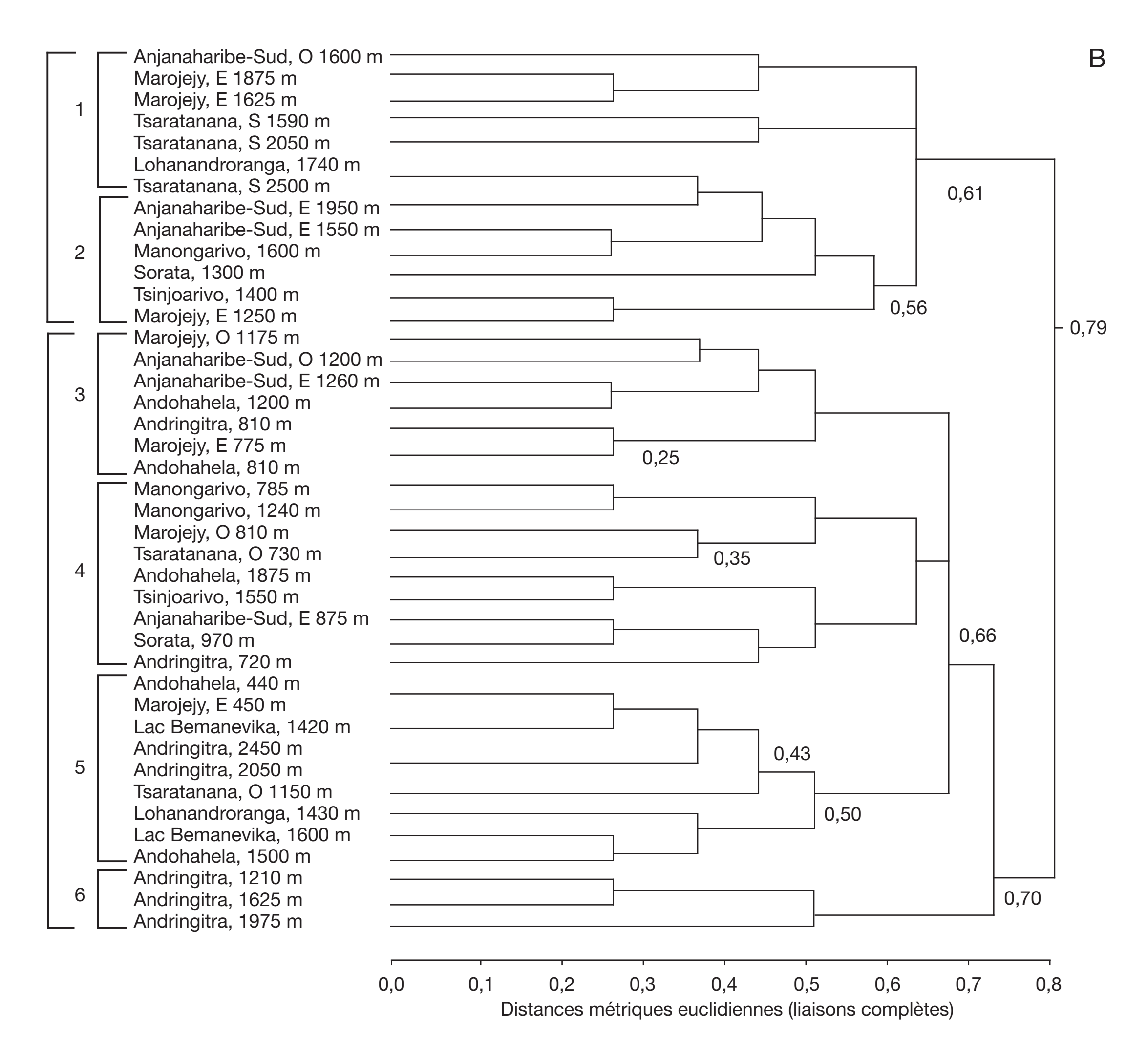


Fig. 4 (suite).

ceux des forêts sclérophylles du Tsaratanana à 2050 et 2500 m. Le nombre d'espèces recensées dans ces sites variait entre 6 et 12. Le site du lac Bemanevika à 1300 m du Tsaratanana formait une branche à part et cela pourrait être justifié par la présence de *Microgale jobihely*.

Le sous-groupe 4 réunit les sites de moyenne altitude du Marojejy, d'Anjanaharibe-Sud, de l'Andringitra, d'Andohahela et de Tsinjoarivo dont l'altitude varie entre 1200 et 1625 m avec ceux des forêts sclérophylles de montagne de l'Andringitra (1975 m) et d'Andohahela (1875 m). Ce groupement est aussi représenté par les sites à grande richesse spécifique (7 à 13 espèces endémiques). Tsinjoarivo à 1550 m d'altitude est écarté des autres sites et cet écartement peut être lié à la présence d'une espèce de Tenrecinae, *Hemicentetes nigriceps* Günther, 1875, dans ce site.

Le sous-groupe 5 est constitué par les trois sites d'Andohahela (440, 810 et 1200 m) qui ont presque la même diversité spécifique et le même nombre d'espèces recensées (8 ou 9).

TABLEAU 5. — Distribution des espèces de Rodentia dans différentes zones d'altitude sur sept hautes montagnes de Madagascar. Abréviations : **A**, Anjanaharibe-Sud ; **ADH**, Andohahela ; **AND**, Andringitra ; **BEM**, lac Bemanevika ; **LOH**, Lohanandroranga ; **M**, Marojejy ; **MAN**, Manongarivo ; **SO**, Sorata ; **TJ**, Tsinjoarivo-Ambatolampy ; **TS**, Tsaratanana ; **E**, versant est ; **O**, versant ouest ; **S**, versant sud ; **+**, présence ; **-**, absence ; *****, espèce allochtone. Sources : Tsaratanana (équipes de l'AMNH et de l'UADBA entre 2001 et 2003 ; Maminirina 2004), Manongarivo (Goodman & Soarimalala 2002), Marojejy (Carleton & Goodman 2000 ; Goodman & Jenkins 2000 ; Soarimalala & Goodman 2003 ; équipes de l'AMNH et de l'UADBA 2001 ; Maminirina 2004 [pour Betaolana]), Anjanaharibe-Sud (Goodman & Carleton 1998, Goodman & Jenkins 1998 ; Soarimalala & Goodman 2003), Tsinjoarivo (Goodman *et al.* 2000a), Andringitra (Goodman & Rasolonandrasana 2001), Andohahela (Goodman *et al.* 1999a, b).

	Complexe Tsaratanana										
Sites	TS-O-1	TS-O-2	BEM-1	LOH-1	TS-S-1	BEM-2	LOH-2	TS-S-2	TS-S-3	SO-1	SO-2
Altitudes (m)	730	1150	1420	1430	1590	1600	1740	2050	2500	970	1300
Rodentia											
Brachytarsomys albicauda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B. villosa	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+
Brachyuromys betsileoensis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B. ramirohitra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eliurus grandidieri	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
E. majori	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+
E. minor	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
E. myoxinus	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E. penicillatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E. tanala	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-
E. aff. *tanala*	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E. webbi	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Gymnuromys roberti	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Monticolomys koopmani	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
Nesomys rufus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Voalavo gymnocaudus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
*Rattus rattus**	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
*Mus musculus**	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Nombre total d'espèces/site	**2**	**3**	**1**	**4**	**6**	**3**	**2**	**5**	**3**	**3**	**6**
Nombre d'espèces autochtones/site	**2**	**2**	**0**	**3**	**5**	**2**	**1**	**4**	**1**	**2**	**5**
Nombre total d'espèces/montagne						**12**					
Nombre total d'espèces autochtones/montagne						**10**					

Les indices de Jaccard entre les sites de basse altitude sont très faibles et dépassent rarement 0,50 sauf pour les deux sites du versant est du Marojejy (450 et 775 m) qui sont à 67 % de similarité. De même les indices sont très faibles entre les sites de basse altitude et dépassent rarement 0,70, comme les cas des similarités entre Andohahela à 440 m et 810 m ou 1200 m. Par contre, les similarités des sites de moyenne altitude (800 à 1800 m) sont souvent importantes (avec des valeurs de 0,50 à 0,80) entre eux. Pour les sites de forêts sclérophylles de montagne, les indices de Jaccard sont souvent faibles avec une valeur de 0 à 0,50 entre eux et dépassent rarement 0,75. Les indices sont très faibles entre les sites des fourrés de montagnes ou avec les autres sites avec une valeur variant entre 0 et 0,50. Le regroupement qui s'opère pour les communautés de tenrecs du Tsaratanana dans les zones forestières de basse altitude (730 m) et celle de forêt de montagne

Tableau 5 (suite).

	Manongarivo			Marojejy						
Sites	MAN	MAN	MAN	M-E	M-E	M-O	M-O	M-E	M-E	M-E
Altitudes (m)	785	1240	1600	450	775	810	1175	1250	1625	1875
Rodentia										
Brachytarsomys albicauda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B. villosa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Brachyuromys betsileoensis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B. ramirohitra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eliurus grandidieri	-	-	+	-	-	-	+	+	+	+
E. majori	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+
E. minor	-	+	+	-	+	+	+	+	+	-
E. myoxinus	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-
E. penicillatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E. tanala	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
E. aff. *tanala*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E. webbi	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-
Gymnuromys roberti	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
Monticolomys koopmani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nesomys rufus	+	+	+	-	+	-	+	+	-	-
Voalavo gymnocaudus	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
*Rattus rattus**	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+
*Mus musculus**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nombre total d'espèces/site	**4**	**5**	**5**	**1**	**4**	**5**	**5**	**7**	**5**	**4**
Nombre d'espèces autochtones/site	**3**	**4**	**4**	**1**	**4**	**4**	**4**	**6**	**4**	**3**
Nombre total d'espèces/montagne		**7**					**10**			
Nombre total d'espèces autochtones/montagne		**6**					**9**			

(1150 m) est probablement lié à la faible richesse spécifique avec seulement deux espèces, *Microgale brevicaudata* G. Grandidier, 1899 et *Tenrec ecaudatus*. Par contre, le regroupement du site de montagne de Tsinjoarivo (1400 m) et celui des forêts sclérophylles de l'Andringitra est certainement lié à la grande richesse spécifique (avec respectivement 12 et 13 espèces).

Rongeurs. Chez les rongeurs, les groupements des sites du dendrogramme se font selon les types de végétation, la richesse spécifique et aussi selon la composition spécifique de la faune au niveau de chaque site (Fig. 4B). Par rapport aux tenrecs, le dendrogramme montre nettement trois groupes qui font surgir six sous-groupes : le premier groupe (sous-groupes 1 et 2) est constitué par des sites d'altitudes supérieures à 1200 m présentant *Eliurus majori* Thomas, 1895 comme une espèce commune ; le second groupe (sous-groupes 3, 4, et 5) réunit les sites des différentes bandes d'altitude variant de 440 à 2450 m ; le troisième groupe (sous-groupe 6) concerne les sites d'altitudes supérieures à 1200 m ayant des compositions spécifiques similaires. Chez les rongeurs, le nombre d'espèces recensées est presque similaire dans les trois groupes du dendrogramme.

Le sous-groupe 1, est constitué par les sites de moyenne altitude du Marojejy (1625 m), d'Anjanaharibe-Sud (1600 m) et du Tsaratanana

Tableau 5 (suite).

	Anjanaharibe-Sud						Tsinjoarivo	
Sites	A-E	A-O	A-E	A-E	A-O	A-E	TJ	TJ
Altitudes (m)	875	1200	1260	1550	1600	1950	1400	1550
Rodentia								
Brachytarsomys albicauda	+	-	-	-	-	-	-	-
B. villosa	-	+	-	-	+	-	-	-
Brachyuromys betsileoensis	-	-	-	-	+	-	-	-
B. ramirohitra	-	-	-	-	-	-	-	-
Eliurus grandidieri	-	+	+	+	+	-	+	-
E. majori	-	-	+	+	+	+	+	-
E. minor	+	+	+	-	-	-	+	+
E. myoxinus	-	-	-	-	-	-	-	-
E. penicillatus	-	-	-	-	-	-	-	-
E. tanala	-	+	+	-	-	-	-	-
E. aff. *tanala*	-	-	-	-	-	-	-	-
E. webbi	+	-	-	-	-	-	-	-
Gymnuromys roberti	-	+	+	-	-	-	+	-
Monticolomys koopmani	-	-	-	-	-	-	-	-
Nesomys rufus	-	+	+	+	-	+	+	-
Voalavo gymnocaudus	-	-	-	-	+	+	-	-
*Rattus rattus**	+	+	+	+	+	+	+	+
*Mus musculus**	-	-	-	-	-	-	+	-
Nombre total d'espèces/site	**4**	**7**	**7**	**4**	**6**	**4**	**7**	**2**
Nombre d'espèces autochtones/site	**3**	**6**	**6**	**3**	**5**	**3**	**5**	**1**
Nombre total d'espèces/montagne			**12**				**7**	
Nombre total d'espèces autochtones/montagne			**11**				**5**	

(1590 m) et les sites des forêts sclérophylles de montagne du Marojejy (1875 m) et du Tsaratanana (2050 m). Les deux sites du Tsaratanana à 1590 et 2050 m d'altitude forment une branche latérale ce qui pourrait être dû à la présence de *Monticolomys koopmani* Carleton & Goodman, 1996.

Le sous-groupe 2 est formé par les zones de moyenne altitude (variant de 1250 à 1740 m) du Tsaratanana, Marojejy, Anjanaharibe-Sud, Tsinjoarivo et celles des forêts sclérophylles de montagne du Tsaratanana (2500 m) et d'Anjanaharibe-Sud (1950 m). Tous ces sites abritent l'espèce *Eliurus majori*. Les sites du Lohanandroranga à 1740 et Tsaratanana à 2500 m sont similaires.

Le sous-groupe 3 englobe les sites de basse altitude du Marojejy (775 m) et ceux de moyenne altitude du Marojejy (1175 m), d'Anjanaharibe-Sud (1200 et 1260 m), de l'Andringitra (810 m) et d'Andohahela (1200 m). Le nombre d'espèces recensées dans ce groupement varie entre 4 et 6. Les sites du Marojejy à 775 m et celui d'Andohahela à 810 m sont similaires.

Le sous-groupe 4 réunit les sites de basse altitude du Tsaratanana (730 m), du Manongarivo (785 m) et de l'Andringitra (720 m) avec ceux de moyenne altitude du Tsaratanana (970 m), du Manongarivo (1240 m), du Marojejy (810 m), d'Anjanaharibe-Sud (875 m) et de Tsinjoarivo (1550 m) et la forêt sclérophylle de montagne d'Andohahela (1875 m).

Tableau 5 (suite).

	Andringitra							Andohahela				
Sites	AND	AND	AND	AND	AND	AND	AND	ADH	ADH	ADH	ADH	ADH
Altitudes (m)	720	810	1210	1625	1975	2050	2450	440	810	1200	1500	1875
Rodentia												
Brachytarsomys albicauda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B. villosa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Brachyuromys betsileoensis	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
B. ramirohitra	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Eliurus grandidieri	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
E. majori	-	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-
E. minor	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+
E. myoxinus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E. penicillatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E. tanala	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-
E. aff. *tanala*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E. webbi	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
Gymnuromys roberti	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-
Monticolomys koopmani	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+
Nesomys rufus	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-
Voalavo gymnocaudus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
*Rattus rattus**	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+
*Mus musculus**	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Nombre total d'espèces/site	**3**	**6**	**7**	**8**	**9**	**3**	**2**	**1**	**5**	**5**	**4**	**3**
Nombre d'espèces autochtones/site	**3**	**5**	**6**	**7**	**7**	**1**	**1**	**1**	**4**	**5**	**3**	**2**
Nombre total d'espèces/montagne				**12**						**8**		
Nombre total d'espèces autochtones/montagne				**10**						**7**		

Tableau 6. — Variation latitudinale des espèces micro-mammaliennes autochtones des zones montagneuses.

Montagnes	**Latitudes (°S)**	**Nombre d'espèces recensées**		
		Tenrecs	**Rongeurs**	**Total**
Tsaratanana	14,1	18	10	28
Manongarivo	14,1	11	6	17
Anjanaharibe-Sud	14,8	13	11	24
Marojejy	14,5	17	9	26
Tsinjoarivo	19,7	14	5	19
Andringitra	22,2	18	10	28
Andohahela	24,7	14	7	21

Le nombre total d'espèces de ce groupement varie de 1 à 4. Le sous-groupe formé par l'ensemble les deux sites du Manongarivo à 785 et 1240 m d'altitude et ceux du Marojejy à 810 m et du Tsaratanana à 730 m pourrait être dû à la présence d'*Eliurus myoxinus* Milne Edwards, 1855 dans ces quatre sites.

Le sous-groupe 5 est formé par les sites à plus faible richesse spécifique (entre aucune et trois espèces endémiques) tels ceux des forêts de basse altitude du Marojejy (450 m) et d'Andohahela (440 m) qui sont similaires, des forêts de moyenne altitude du Tsaratanana (1150, 1420 et 1430 m) et d'Andohahela (1500 m) et les sites des fourrés de montagne de l'Andringitra (2050 et 2450 m) qui sont similaires avec une seule espèce recensée : *Brachyuromys betsileoensis* (Bartlett, 1880).

Le dernier groupement est formé par les sites les plus riches en espèces (six à sept espèces endémiques) et représenté par les trois sites de l'Andringitra (1210, 1625 et 1975 m). Le site à 1975 m forme une branche latérale et cela pourrait être en relation avec la présence de *Brachyuromys betsileoensis* et *Eliurus grandidieri* Carleton & Goodman, 1998 dans ce site.

Chez les rongeurs indigènes, les indices de Jaccard entre les sites de basse altitude sont souvent très faibles mais ils peuvent atteindre la valeur maximale (1) comme dans le cas des sites du Marojejy (450 m) et d'Andohahela (440 m). De même, les similarités des sites de moyenne altitude à 1175 et 1800 m sont souvent importantes avec une valeur de 0,5 à 0,8 et peuvent atteindre la valeur maximale (entre les sites d'Andohahela à 810 m et Marojejy versant est à 775 m). Par contre, les indices de Jaccard des sites de forêt sclérophylle de montagne sont en général faibles entre eux et dépassent rarement 0,6. Une exception est rencontrée entre les sites du Tsaratanana à 2500 et 1740 m d'altitude avec la valeur maximale de l'indice. Pour les sites des fourrés de montagne, les indices sont souvent faibles entre eux mais cela n'empêche pas d'avoir la valeur maximale égale à 1 (cas entre les sites d'Andringitra à 2050 et 2450 m qui n'abritent qu'une seule espèce endémique). Avec les autres sites la valeur de similarité est faible.

Il est à signaler que pour les rongeurs endémiques, presque tous les sites distribués aux altitudes les plus basses et aux altitudes les plus hautes sur une même bande d'altitude sont similaires tels l'exemple des sites du Marojejy (450 m) et d'Andohahela (440 m), de Marojejy (775 m) et d'Andohahela (810 m) ou encore des deux sites élevés de l'Andringitra (2450 et 2050 m), ce qui traduit surtout la paucispécificité des stations les plus basses et les plus élevées. Les regroupements qui se produisent avec les communautés de rongeurs dans les sites de basse altitude d'Andohahela à 440 m et du Marojejy à 450 m et ceux des fourrés de montagne de l'Andringitra à 2050 et 2450 m sont en relation avec leur pauvre richesse spécifique, c'est-à-dire la présence d'une seule espèce, *Eliurus webbi* Ellerman, 1949 ou *Brachyuromys betsileoensis*, dans ces sites (Tableau 5). La séparation de la faune de l'Andringitra à 1210, 1625 et 1975 m comme un autre groupe distinct est certainement liée à sa grande richesse spécifique (six ou sept espèces endémiques).

Richesse spécifique sur le Tsaratanana

En général au niveau de chaque site, les courbes cumulatives des espèces (tenrecs et rongeurs) obtenues dans les 11 sites du massif du Tsaratanana atteignent des plateaux bien avant la fin de la session de piégeage. Ces courbes illustrent les espèces nouvellement capturées dans les deux types de pièges par rapport à l'effort de piégeage, c'est-à-dire les trous-pièges et pièges « Sherman » et « National » (Fig. 5).

Avec les trous-pièges, le taux le plus élevé pour l'accumulation des espèces était obtenu dans le site à 2050 m (avec 14 espèces) vers la quatrième nuit-piège. Le plateau ne semble pas être atteint dans le site du lac Bemanevika à 1600 m, ce qui signifie que les 198 nuits-trous-pièges pourraient ne pas suffire pour un inventaire satisfaisant. Dans les sites à 2500 m et 1150 m, quelques espèces de tenrecs qui n'avaient pas été enregistrées auparavant ont été capturées vers la fin de la session de piégeage. Cela explique que des espèces additionnelles pourraient être découvertes dans ce site et qu'un site demande au moins sept voire même huit nuits de capture pour procéder à un inventaire satisfaisant. Dans les autres sites (Tsaratanana ouest à 730 m, lac Bemanevika à 1420 m, Sorata à 970 et 1300 m et Lohanandroranga à 1740 m) les plateaux sont atteints rapidement sur les courbes cumulatives vers la deuxième ou la troisième nuit de piégeage. Les taux les plus faibles pour l'accumulation des espèces étaient obtenus dans le site du versant ouest du Tsaratanana à 730 m avec seulement une espèce de tenrec, *Microgale brevicaudata*.

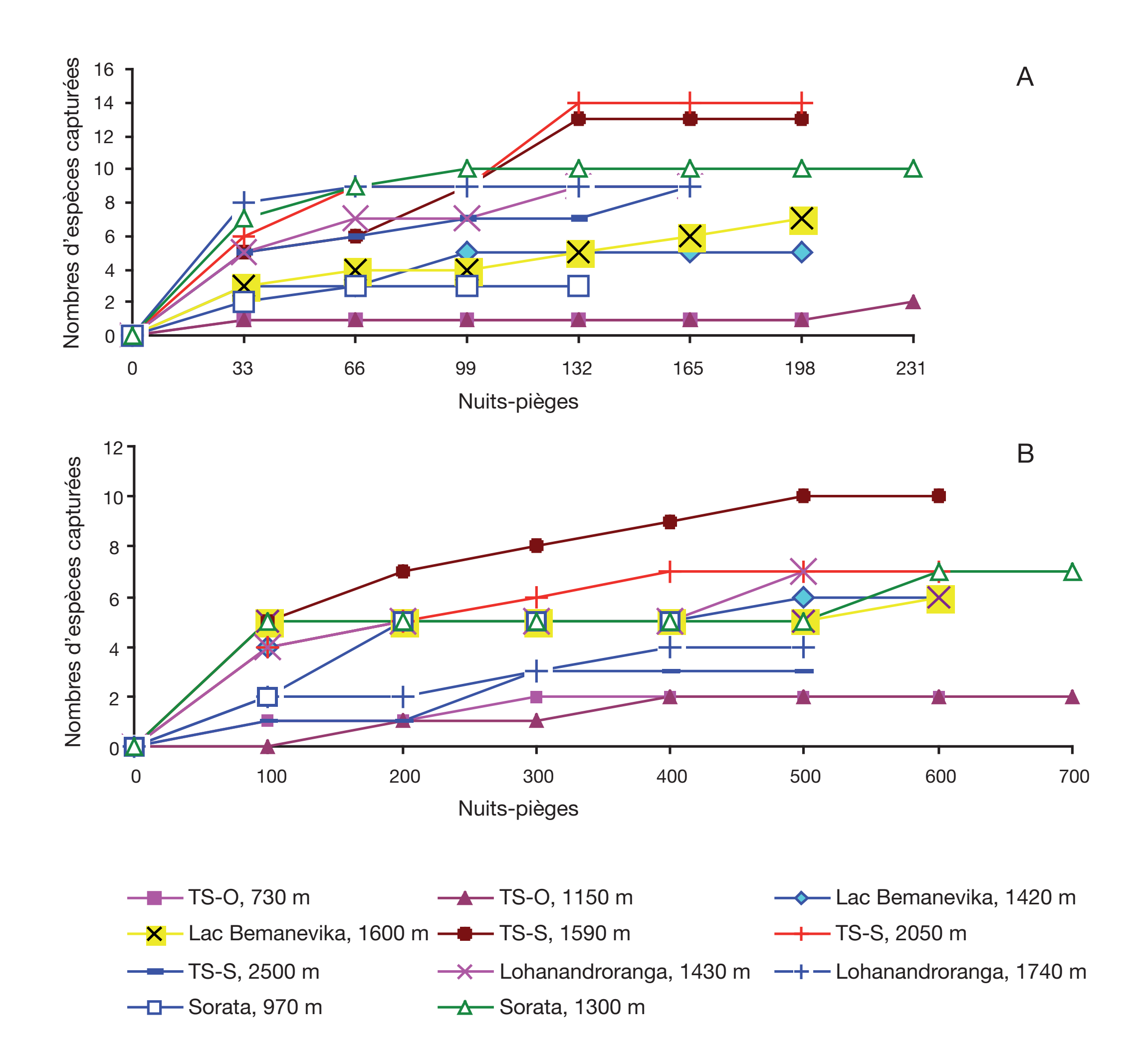


FIG. 5. — Courbes cumulatives des espèces des tenrecs et rongeurs capturées sur sept montagnes dans les trous-pièges (**A**) et les pièges « Sherman » et « National » (**B**). Abréviations : **O**, versant ouest ; **S**, versant sud ; **TS**, Tsaratanana.

Avec les pièges « Sherman » et « National », les plateaux n'étaient pas atteints dans les sites de Lohananandroranga à 1430 m et du lac Bemanevika à 1600 m. En se basant sur la relation entre ces courbes cumulatives des espèces et le nombre d'individus capturés par unité de capture (Fig. 6), on constate que la stabilisation des ces courbes n'est généralement pas liée à la diminution du nombre d'individus, bien qu'en général ce nombre est relativement plus élevé au début de la session de piégeage qu'à la fin de celle-ci.

DISCUSSION

BIOGÉOGRAPHIE

La région des hautes montagnes de Madagascar représente une valeur exceptionnelle car elle abrite 24 des 29 espèces connues dans les trois des sous-familles des Tenrecidae et 16 des 26 espèces de rongeurs Nesomyinae connues, ces groupes étant endémiques de Madagascar.

Les zones montagneuses du Nord de l'île abritent des espèces endémiques à cette région. Le rongeur

Brachytarsomys villosa Petter, 1962 qui n'était connu que de la forêt humide de montagne du versant ouest du massif d'Anjanaharibe-Sud à 1200 et 1600 m (Goodman *et al.* 2001), a depuis été rencontré dans la région du Tsaratanana, depuis Sorata à 1300 m d'altitude jusqu'au centre du massif à 2050 m et à Lohanandroranga à 1430 m d'altitude.

Voalavo gymnocaudus Carleton & Goodman, 1998 est une espèce qui a été décrite à partir de spécimens venant du versant oriental d'Anjanaharibe-Sud à 1950 m (holotype) et qui a depuis été recensée sur le versant ouest de cette montagne et le versant oriental du Marojejy à 1250, 1625 et 1875 m d'altitude (Carleton & Goodman 1998, 2000 ; Soarimalala & Goodman 2003). Cette espèce de rongeur n'a jamais été rencontrée ailleurs sur l'île, mais une nouvelle espèce de ce genre a été récemment décrite de la région d'Anjozorobe (Goodman *et al.* 2005).

Un autre exemple de micro-endémisme dans la zone montagneuse du nord-est est représenté par *Microgale monticola* qui n'a jamais été rencontré ailleurs que dans les deux massifs d'Anjanaharibe-Sud à 1500 et 1950 m et du Marojejy à 1250, 1625 et 1875 m d'altitude (Goodman & Jenkins 1998, 2000 ; Soarimalala & Goodman 2003). Cette espèce semble avoir une distribution très restreinte, étant limitée aux altitudes supérieures des environs du bassin d'Andapa. Le cas d'*Eliurus grandidieri* est différent car cette espèce a été recensée pour la première fois sur le versant est du massif d'Anjanaharibe-Sud mais a depuis été trouvée sur les massifs du Marojejy et du Manongarivo (Goodman & Carleton 1998 ; Carleton & Goodman 2000 ; Goodman & Soarimalala 2002) et a même été récemment recensée dans d'autres localités comme les forêts de Tsinjoarivo (Goodman *et al.* 2000a) ainsi que sur le versant ouest des massifs d'Anjanaharibe-Sud et du Marojejy (Soarimalala & Goodman 2003) et maintenant sur le massif du Tsaratanana.

Un individu de *Monticolomys koopmani* a été capturé dans deux stations du versant sud du Tsaratanana à 1590 et 2050 m d'altitude. Il s'agit des premières données des hautes terres du Nord pour ce rongeur qui a été décrit récemment comme un nouveau genre et une nouvelle espèce à partir de spécimens récoltés sur les massifs de l'Ankaratra et de l'Andringitra (Carleton & Goodman 1996). Cette espèce a ensuite été capturée sur d'autres montagnes des hautes terres du centre jusqu'au sud-est sur le massif d'Andohahela (Goodman *et al.* 1999a). Pour ce rongeur, une distance de l'ordre de 600 km sépare le site de capture le plus septentrional des hautes terres du Centre, dans l'Ankaratra, du massif du Tsaratanana. Son absence dans des régions pourtant intensément prospectées des hautes terres du Nord telles que les montagnes d'Anjanaharibe-Sud ou du Marojejy est inexplicable. Une comparaison des spécimens du Tsaratanana avec ceux capturés sur les autres montagnes du Centre n'indique aucune différence nette quant aux mesures ou à la morphologie du crâne et des dents.

Deux individus du rongeur muridé allogène, *Mus musculus* Linnaeus, 1758, ont été capturés à 2500 m d'altitude sur le massif du Tsaratanana. À notre connaissance, l'altitude la plus élevée à laquelle cette espèce avait été enregistrée sur l'île se situait au-dessus de la ligne de forêt sur le massif de l'Andringitra entre 1960 et 2050 m d'altitude (Goodman & Rasolonandrasana 2001). Cette espèce n'a pas été trouvée ailleurs sur le massif du Tsaratanana, de sorte qu'il est difficile d'expliquer comment elle s'est dispersée vers les parties les plus élevées de cette montagne.

Quatre individus se référant à *Microgale thomasi* Major, 1896 ont été capturés sur le versant sud du Tsaratanana à 2050 m d'altitude. Il s'agit des premières données de la présence de ce taxon sur les hautes terres du Nord alors que l'espèce est connue de nombreux sites des hautes terres du Centre où elle tend à être rencontrée à des altitudes plus basses que sur le massif du Tsaratanana. À partir des premiers examens, il semble que ces quatre spécimens ne peuvent être morphologiquement différenciés du matériel obtenu sur les hautes terres du Centre.

La comparaison des communautés des différentes bandes d'altitude de tous les sites des massifs considérés dans la présente étude (Tsaratanana et ses alentours, Manongarivo, Marojejy, Anjanaharibe-Sud, Andringitra, Andohahela et forêt de moyenne altitude de Tsinjoarivo) montre que chez les tenrecs et les rongeurs, la majorité des sites dans les zones de basse altitude et celles de montagne de niveau inférieur sur les six montagnes (i.e. à l'exception de la forêt de Tsinjoarivo) sont groupés. À l'exception de *Microgale jobihely*,

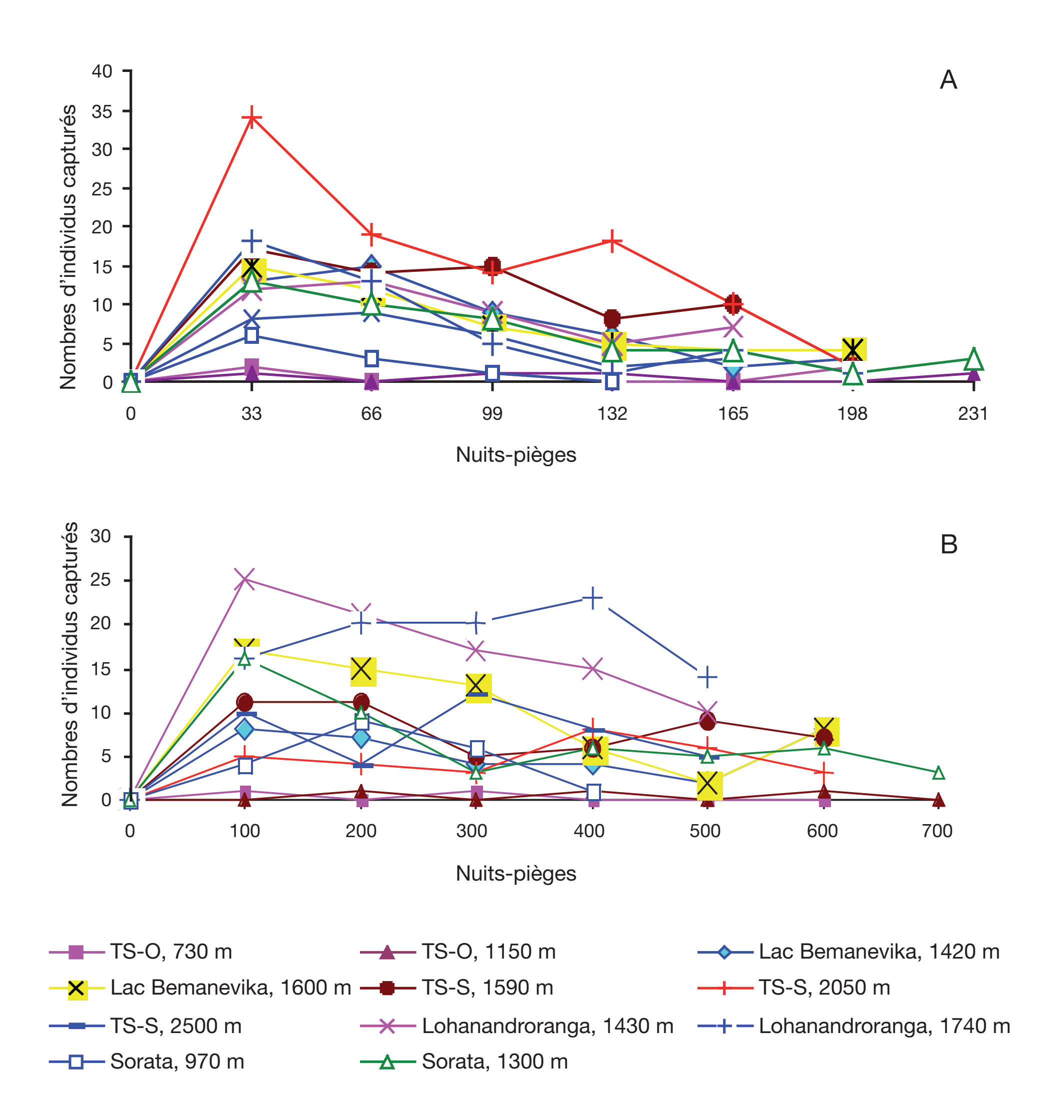


FIG. 6. — Nombre d'individus de micro-mammifères capturés dans les trous-pièges (**A**) et les pièges « Sherman » et « National » (**B**). Abréviations : **O**, versant ouest ; **S**, versant sud ; **TS**, Tsaratanana.

M. majori, *M. monticola*, *Brachytarsomys villosa* et *Voalavo gymnocaudus*, presque toutes les espèces de micro-mammifères recensées dans les différents types de végétation ont une large distribution sur les hautes montagnes malgaches et la faune de petits mammifères montre un taux d'homogénéité élevé.

Les affinités des populations de micro-mammifères des hautes montagnes de Madagascar entre les différents types de végétation montrent que certaines parties de cette région présentent une faune homogène. La partie nord de l'île constitue une exception notoire dans les zones des forêts de montagne et sclérophylle des massifs du Marojejy, d'Anjanaharibe-Sud, de Manongarivo et du Tsaratanana qui abritent plusieurs espèces endémiques du Nord.

La distribution de certaines espèces endémiques de petits mammifères malgaches semble être limitée à une région ou une localité précise et ceci pourrait s'expliquer par un problème d'échantillonnage. À titre d'exemples, *Microgale jobihely* du versant ouest du massif du Tsaratanana dans les sites du lac Bemanevika (Goodman *et al.* 2006), est une

espèce de tenrec qui n'a été rencontrée nulle part ailleurs et qui présente ainsi une distribution très restreinte, à l'image de *M. monticola* qui n'avait jusqu'à maintenant jamais été recensé que sur les massifs du Marojejy et d'Anjanaharibe-Sud au nord de l'île. Pour les espèces de rongeurs, *Eliurus grandidieri* a été découvert pour la première fois dans la région nord de l'île sur les massifs du Marojejy et d'Anjanaharibe-Sud (Goodman & Carleton 1998 ; Carleton & Goodman 2000) mais suite à d'autres efforts d'inventaire elle est dorénavant connue d'autres régions comme celles de Tsinjoarivo (Goodman *et al.* 2000a) et d'Anjozorobe (Goodman *et al.* 1998) de la haute terre du Centre de Madagascar.

En se basant sur ces analyses, il n'apparaît pas clairement de variation clinale de la richesse spécifique des petits mammifères non-volants avec la latitude. Les plus grandes richesses spécifiques ont été rencontrées sur les massifs du Tsaratanana et de l'Andringitra avec 28 espèces recensées sur chacun de ces massifs (18 tenrecs et 10 rongeurs), par rapport à celle du Marojejy avec un total de 26 espèces (17 tenrecs et neuf rongeurs), d'Anjanaharibe-Sud avec 24 espèces (13 tenrecs et 10 rongeurs), d'Andohahela avec 21 espèces (14 tenrecs et sept rongeurs) et de Tsinjoarivo avec 19 espèces (14 tenrecs et cinq rongeurs). La forêt du Manongarivo montre la richesse spécifique la plus faible en faune micro-mammalienne avec seulement 17 espèces recensées (11 tenrecs et six rongeurs). Par ailleurs, en considérant la distribution altitudinale des espèces présentées dans les Tableaux 4 et 5 ou des relations entre les communautés de micro-mammifères en utilisant les mesures de la similarité (Figs 3B ; 4A), aucun modèle clair ne ressort pour illustrer un accroissement ou une baisse du nombre d'espèces recensées avec l'augmentation ou la diminution de la latitude. Ainsi, pour des espèces données ou une communauté altitudinale donnée, il ne ressort aucune relation claire entre la limite inférieure de la distribution altitudinale et l'augmentation de la latitude.

CONCLUSION

Les faunes micro-mammaliennes autochtones du massif du Tsaratanana et celle du massif de l'Andringitra sont les plus riches et les plus diversifiées de toutes les forêts de hautes montagnes malgaches avec 28 espèces (10 rongeurs et 18 tenrecs) recensées. Sur six hautes montagnes considérées (Tsaratanana, Manongarivo, Marojejy, Anjanaharibe-Sud, Andringitra et Andohahela), Manongarivo montre la plus faible richesse et diversité spécifiques. Une variation altitudinale de la richesse spécifique des micro-mammifères est nette avec le plus grand nombre d'espèces qui est rencontré sur les deux plus hautes montagnes qui sont le Tsaratanana (2876 m) et l'Andringitra (2658 m).

Les affinités biogéographiques des espèces micro-mammaliennes du complexe des hautes montagnes montrent une variation altitudinale avec les formations végétales aussi bien chez les rongeurs que chez les tenrecs. Certaines parties de la région des hautes montagnes présentent une faune homogène qui a justifié la distinction des « Hautes montagnes du Nord ».

La variation clinale entre la richesse spécifique des micro-mammifères et la latitude n'est pas évidente. Par conséquent pour des espèces données, il n'est pas évident que la limite inférieure de la rangée altitudinale diminue avec l'augmentation de la latitude.

Remerciements

Les études de terrain à Madagascar ont pu se dérouler grâce à un accord de collaboration passé entre le ministère des Eaux et Forêts, l'Association nationale pour la Gestion des Aires protégées et l'Université d'Antananarivo, Département de Biologie animale. Un appui aux recherches a été fourni à CJR par la National Science Foundation (DEB 99-84496). Nous remercions les nombreuses personnes qui nous ont aidé ou qui ont contribué à ce programme de recherche, et notre gratitude va plus particulièrement à ceux qui participèrent aux travaux de terrain dont S. Mahaviasy, N. Rabibisoa et A. Rakotondrazafy, ainsi que les guides locaux et les agents des réserves. Nous sommes reconnaissants à un rapporteur anonyme, L. Wilmé et H.-P. Aberlenc pour leurs corrections sur les versions antérieures de cet article.

RÉFÉRENCES

ALBIGNAC R. 1970. — Mammifères et oiseaux du massif du Tsaratanana (Madagascar Nord). *Mémoire ORSTOM* 37: 223-229.

BRONNER G. N. & JENKINS P. D. 2005. — Order Afrosoricida, *in* WILSON D. E. & REEDER D. M. (eds), *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 71-81.

CARLETON M. D. & GOODMAN S. M. 1996. — Systematic studies of Madagascar's endemic rodents (Muroidea: Nesomyinae): a new genus and species from the Central Highlands, *in* GOODMAN S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 85: 231-256.

CARLETON M. D. & GOODMAN S. M. 1998. — New taxa of Nesomyine rodents (Muroidea: Muridae) from Madagascar's Northern Highlands, with taxonomic comments on previously described forms, *in* GOODMAN S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 163-200.

CARLETON M. D. & GOODMAN S. M. 2000. — Rodents of the Parc National de Marojejy, Madagascar, *in* GOODMAN S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 231-263.

CARLETON M. D. & GOODMAN S. M. 2007. — A new species of the *Eliurus majori* complex (Rodentia: Muroidea: Nesomyinae) from south-central Madagascar, with remarks on emergent species groupings in the genus *Eliurus*. *American Museum Novitates* 3547: 1-21.

CARLETON M. D. & SCHMIDT D. F. 1990. — Systematic studies of Madagascar's endemic rodents (Muroidea: Nesomyinae): an annotated gazetteer of collecting localities of known forms. *American Museum Novitates* 2987: 1-36.

GAUTIER L. & GOODMAN S. M. 2003. — Introduction to the flora of Madagascar, *in* GOODMAN S. M. & BENSTEAD J. P. (eds), *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago: 229-250.

GOODMAN S. M. & CARLETON M. D. 1998. — The rodents of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar, *in* GOODMAN S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 201-221.

GOODMAN S. M. & JENKINS P. D. 1998. — The insectivores of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar, *in* GOODMAN S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 139-161.

GOODMAN S. M. & JENKINS P. D. 2000. — Tenrecs (Lipotyphla: Tenrecidae) of the Parc National de Marojejy, Madagascar, *in* GOODMAN S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 201-228.

GOODMAN S. M. & RASOLONANDRASANA B. P. N. 2001. — Elevational zonation of birds, insectivores, rodents and primates on the slopes of the Andringitra Massif, Madagascar. *Journal of Natural History* 35: 285-305.

GOODMAN S. M. & SOARIMALALA V. 2002. — Les petits mammifères de la Réserve Spéciale de Manongarivo, *in* GAUTIER L. & GOODMAN S. M. (eds), Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo. *Boisseria* 59: 383-401.

GOODMAN S. M. & SOARIMALALA V. 2004. — A new species of *Microgale* (Lipotyphla: Tenrecidae: Oryzorictinae) from the Forêt des Mikea of southwestern Madagascar. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 117: 251-265.

GOODMAN S. M. & SOARIMALALA V. 2005. — A new species of *Macrotarsomys* (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) from southwestern Madagascar. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118: 450-464.

GOODMAN S. M., RAKOTONDRAVONY D., OLSON L. E., RAZAFIMAHATRATRA E. & SOARIMALALA V. 1998. — Les insectivores et les rongeurs, *in* RAKOTONDRAVONY D. & GOODMAN S. M. (eds), Inventaire biologique, forêt d'Andranomay, Anjozorobe. *Recherche pour le développement*, série Sciences biologiques 13: 81-93.

GOODMAN S. M., CARLETON M. D. & PIDGEON M. 1999a. — Rodents of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar, *in* GOODMAN S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 94: 217-249.

GOODMAN S. M., JENKINS P. D. & PIDGEON M. 1999b. — Lipotyphla (Tenrecidae and Soricidae) of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar, *in* GOODMAN S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 94: 187-216.

GOODMAN S. M., RAKOTONDRAVONY D., RAHERILALAO M. J., RAKOTOMALALA D., RASELIMANANA A. P., SOARIMALALA V., DUPLANTIER J.-M., DUCHEMIN J.-B. & RAFANOMEZANTSOA J. 2000a. — Inventaire biologique de la forêt de Tsinjoarivo, Ambatolampy. *Akon'ny Ala* 27: 18-35.

GOODMAN S. M., JENKINS P. D. & RAKOTONDRAVONY D. 2000b. — The biogeography of rodents (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) and tenrecids (Lipotyphla: Tenrecidae) in the eastern forests of Madagascar: an assessment of altitudinal zonation along a latitudinal gradient, *in* LOURENÇO W. R. & GOODMAN S. M. (eds), *Diversité et endémisme à Madagascar*. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris: 127-138.

GOODMAN S. M., SOARIMALALA V. & RAKOTONDRAVONY D. 2001. — The rediscovery of *Brachytarsomys villosa* F. Petter, 1962, in the northern highlands of Madagascar. *Mammalia* 65: 83-86.

GOODMAN S. M., GANZHORN J. U. & RAKOTONDRAVONY D. 2003. — Introduction to the mammals, *in* GOODMAN S. M. & BENSTEAD J. P. (eds), *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago: 1159-1182.

GOODMAN S. M., RAKOTONDRAVONY D., RANDRIAMANANTSOA H. N. & RAKOTOMALALA-RAZANAHOERA M. 2005. — A new species of rodent from the montane forest of central eastern Madagascar (Muridae: Nesomyinae: *Voalavo*). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118: 863-873.

GOODMAN S. M., RAXWORTHY C. J., MAMINIRINA C. P. & OLSON L. E. 2006. — A new species of shrew tenrecs (*Microgale jobihely*) from northern Madagascar. *Journal of Zoology*, London 270: 384-398.

GUILLAUMET J.-L., BETSCH J.-M., BLANC C., MORAT P. & PEYRIERAS A. 1975. — Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. III. Le Marojezy. IV. L'Itremo et l'Ibity. Géomorphologie, climatologie, faune et flore (campagne RCP 225, 1972-1973). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, série 3, écologie générale, 25 (309): 29-67.

HUMBERT H. 1965. — Description des types de végétation, *in* HUMBERT H. & COURS-DARNE G. (eds), *Notice de la carte Madagascar. Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques à 1/1.000.000*, hors série 6: 46-84.

HUTTERER R. 1993. — Order Insectivora, *in* WILSON D. E. & REEDER D. M. (eds), *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. 2nd ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.: 69-130.

HUTTERER R. 2005. — Order Soricomorpha, *in* WILSON D. E. & REEDER D. M. (eds), *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 220-311.

KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT P. 1974. — *Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz, 687 p.

MAGURRAN A. E. 1988. — *Ecological Diversity and its Measurements*. Princeton University Press, Princeton, 192 p.

MAMINIRINA C. P. 2004. — *Étude écologique et biogéographique des micro-mammifères forestiers (Rongeurs et Lipotyphles) dans les régions de basse et moyenne altitudes du nord-est de Madagascar*. Mémoire de Diplôme d'Études approfondies (D.E.A.), Université d'Antananarivo, Madagascar, 97 p.

MESSMER N., RAKOTOMALAZA P. J. & GAUTIER L. 2000. — Structure and floristic composition of the vegetation of the Parc National de Marojejy, Madagascar, *in* GOODMAN S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 41-104.

MUSSER G. G. & CARLETON M. D. 1993. — Family Muridae, *in* WILSON D. E. & REEDER D. M. (eds), *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. 2nd ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.: 501-755.

MUSSER G. G. & CARLETON M. D. 2005. — Superfamily Muroidea, *in* WILSON D. E. & REEDER D. M. (eds), *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 894-1531.

OLSON L. E., GOODMAN S. M. & YODER A. D. 2004. — Illumination of cryptic species boundaries in long-tailed shrew tenrecs (Mammalia: Tenrecidae; *Microgale*), with new insights into geographic variation and distributional constraints. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 1-22.

PAULIAN R., BETSCH J.-M., GUILLAUMET J.-L., BLANC C. & GRIVEAUD P. 1971. — RCP 225. Études des écosystèmes montagnards dans la région malgache. I. Le massif de l'Andringitra. 1970-1971. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. *Bulletin de la Société d'Écologie* 2 (2-3): 198-226.

PAULIAN R., BLANC C., GUILLAUMET J.-L., BETSCH J.-M., GRIVEAUD P. & PEYRIERAS A. 1973. — Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les Chaînes Anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. (Campagne RCP 225, 1971-1972). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle,* Paris, écologie générale 1, série 3, 118: 1-40.

RAXWORTHY C. J. & NUSSBAUM R. A. 1994. — A rainforest survey of amphibians, reptiles and small mammals at Montagne d'Ambre, Madagascar. *Biological Conservation* 69: 65-74.

RAXWORTHY C. J. & NUSSBAUM R. A. 1996. — Montane amphibian and reptile communities in Madagascar. *Conservation Biology* 10: 750-756.

ROSENZWEIG M. L. & ABRAMSKY Z. 1993. — How are diversity and productivity related? *in* RICKLEFS R. E. & SCHLUTER D. (eds), *Species Diversity in Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago: 52-65.

SOARIMALALA V. & GOODMAN S. M. 2003. — Diversité biologique des micromammifères non volants

(Lipotyphla et Rodentia) dans le complexe Marojejy-Anjanaharibe-Sud, *in* GOODMAN S. M. & WILMÉ L. (eds), Nouveaux résultats d'inventaires biologiques faisant référence à l'altitude dans la région des massifs montagneux de Marojejy et d'Anjanaharibe-Sud. *Recherche pour le Développement*, série Sciences biologiques 19: 231-278.

STEPHENSON P. J. 1994. — Seasonality effects on small mammal trap success in Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 10: 439-444.

Soumis le 22 mai 2007;
accepté le 6 février 2008.